

**Étude quantitative de la variabilité intraspécifique
des principales subdivisions encéphaliques
de la Truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri* Richardson
(Pisces, Teleostei, Salmonidae)**

par Jean-Marc RIDET, Monique DIAGNE, Roland BAUCHOT et Roland PLATEL *

Résumé. — L'étude quantitative des principales subdivisions encéphaliques d'un Poisson Téléostéen, *Salmo gairdneri* Richardson, a été réalisée sur 14 individus extraits d'un échantillonnage ($n = 82$) dont le poids encéphalique avait été étudié précédemment (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973). Sept de ces animaux ont été pris au voisinage immédiat de la droite d'allométrie Poids encéphalique/Poids somatique (Pc/Ps) (lot n° 1) et sept autres parmi ceux qui en sont le plus éloignés (lot n° 2). Un des encéphales du lot n° 1 (n° 16) a été découpé pour cette étude quantitative en 50 et en 200 niveaux, de façon à mesurer l'incidence du mode de découpage sur les résultats obtenus.

Sur 9 des 14 spécimens étudiés nous avons mis en évidence une asymétrie globale faible en faveur de la moitié gauche. Le découpage en 200 niveaux diminue les asymétries de la plupart des régions mais confirme les oppositions Télencéphale, *pars dorsalis*/Télencéphale, *pars ventralis*, Tegmentum/Tectum et Tronc cérébral/Diencéphale.

Les volumes relatifs ont une variabilité moyenne de l'ordre de 13 %, ce qui est bien supérieur à la variabilité qui avait été trouvée chez le Scinque (6 % environ). Le calcul des volumes rapportés à l'encéphale frais met en évidence un coefficient de rétraction (dû aux manipulations histologiques) de 2 environ. L'étude allométrique de ces volumes frais fournit des coefficients qui varient de 0,265 (Tores longitudinaux) à 0,788 (Bulbes olfactifs). L'encéphale dans son ensemble a un coefficient de 0,406, nettement inférieur au coefficient déterminé à partir de la relation Pc/Ps (0,472). Cette différence est due à l'importance croissante des méninges, des vaisseaux, etc... chez les individus plus âgés. Le calcul des indices à poids somatique constant fournit une variabilité moyenne de 18,6 %, nettement supérieure à celle qu'on avait trouvée chez le Scinque (11,5 %). Elle est également supérieure à la variabilité moyenne calculée à partir des volumes relatifs, ce qui montre qu'on sous-estime fortement la variabilité intraspécifique quand on se contente des volumes relatifs.

On peut déduire des études précédentes l'organisation quantitative de l'encéphale de la Truite qu'on a comparée au schéma analogue établi pour le Scinque.

Abstract. — Quantitative study of the intraspecific variability of the principal subdivisions of the brain of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson.

The quantitative study of the principal subdivisions of the brain of a Teleost, *Salmo gairdneri* Richardson, was carried out on 14 specimens extracted from a sample of animals ($n = 82$), the brain-weight of which has been studied previously (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973). Seven of these animals were taken from the immediate proximity of the allometric line brain-weight/body-weight (Lot nr 1); the remaining seven specimens were selected from those that showed the widest deviation from this line (Lot nr 2). One of the brains of the first group was studied with 50 and 200 levels in order to estimate the liability of our method.

* Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75221 Paris Cédex 05, France.

In 9 of the 14 animals studied, the left half of the brain is a little less developed than the right half. The study on two-hundred levels reduces the asymmetries of most of the brain components, but corroborates the contrast between the pars dorsalis and the pars ventralis of the Telencephalon, between the Tegmentum and the Tectum and between the Brainstem and the Diencephalon.

The mean value of the variability of the relative volumes is about 13 %, clearly higher than it was found previously on *Scincus* (about 6 %).

The study of the fresh volumes gives evidence of a retraction (following the histological procedures), the coefficient of which is about 2. The allometric study of these fresh volumes gives coefficients which grow from 0,265 (*Torus longitudinalis*) to 0,788 (Olfactory bulbs). The coefficient of the brain as a whole is 0,406, and this last value is quite lower than the coefficient calculated from the brain-weight/body-weight relation (0,472). It is possible to explain this difference by the increase of meninges and blood vessels in older specimens.

The evaluation of the isoponderal indices (giving the weight of the brain components for a body-weight equal to the unit) gives a mean variability of 18,6 %, clearly higher than it was found previously on *Scincus* (11,5 %). This variability is also higher than the mean variability which was calculated from the relative volumes; this last result shows the importance of the error which is done when only the relative volumes are used for the calculation of the brain volumes variability.

An outline of the general organisation of the brain of *Salmo* is given in addition (in which the surfaces are proportional to the volumes), which may be compared with that of *Scincus* (Reptilia, Scincidae).

Zusammenfassung. — Quantitative Untersuchungen der intraspezifischen Variabilität der Hauptteile des Gehirns bei der Regenbogenforelle *Salmo gairdneri* Richardson.

Die quantitative Untersuchung der Hauptteile des Gehirns eines Knochenfisches, *Salmo gairdneri* Richardson ist an 14 Tieren durchgeführt worden, die aus einer Stichprobe ($n = 82$) entnommen wurden, von der zuvor das Hirngewicht untersucht worden war (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973). Sieben der Tiere sind aus der unmittelbaren Nachbarschaft der Allometrie-geraden Hirngewicht/Körpergewicht (Pe/Ps) (Gruppe Nr. 1) genommen worden, während sich unter sieben anderen die am meisten von dieser Geraden entfernten Tiere finden (Gruppe Nr. 2). Ein Gehirn der ersten Gruppe (Nr. 16) ist für diese quantitative Untersuchung im Niveau 50 und 200 aufgeteilt worden, um den Einfluss dieser Art der Durchschneidung auf die Ergebnisse messen zu können.

Bei 9 der 14 untersuchten Gehirne wurde insgesamt eine Asymmetrie gefunden (schwach zu Gunsten der linken Hälfte). Die Aufteilung im Niveau 200 vermindert die Asymmetrie der meisten Regionen, bestätigt aber die Unterschiede zwischen der Pars dorsalis und ventralis des Telencephalon sowie zwischen Tegmentum und Tectum und zwischen Hirnstamm und Diencephalon.

Die relativen Volumina haben eine mittlere Variabilität von etwa 13 %; diese liegt damit deutlich höher, als die für *Scincus* gefundene (etwa 6 %).

Die Berechnung der auf das frische Gehirn bezogenen Volumina ergibt einen Schrumpfkoeffizienten von etwa 2 (als Folge der histologischen Prozeduren). Der allometrische Vergleich der frischen Volumina ergibt Koeffizienten die zwischen 0,265 (*Torus longitudinalis*) und 0,788 (*Bulbus olfactorius*) variieren. Das Gehirn als Ganzes hat einen Koeffizienten von 0,406, der etwas tiefer liegt als der aus der Relation Pe/Ps bestimmte (0,472). Diese Differenz ist eine Folge der zunehmenden Grösse der Meningen, Gefässe, etc... bei den älteren Tieren. Die aus dem Abstand zur jeweiligen Allometrie-geraden errechneten Indices zeigen eine mittlere Variabilität von 18,6 %, die deutlich oberhalb der bei *Scincus* gefundenen (11,5 %) liegt. Sie liegt auch oberhalb der mittleren Variabilität der relativen Volumina, die sich ergibt, wenn man zur schnellen Abschätzung der intraspezifischen Variabilität die relativen Volumina heranzieht.

Die aus der vorliegenden Studie resultierende quantitative Organisation des Gehirns der Forelle wurde mit einem für *Scincus* aufgestellten, analogen Schema verglichen.

INTRODUCTION

On sait depuis la fin du siècle dernier que l'on est en droit de considérer l'encéphale comme l'« image » anatomique mais également fonctionnelle de l'organisme qui l'abrite. Il est alors logique dans ces conditions d'espérer trouver au niveau du névraxe une matérialisation des particularités du mode de vie (écologiques et éthologiques) de chaque espèce animale. Une telle mise en évidence peut se faire à l'aide de méthodes très variées qui appartiennent aux divers domaines de la neurologie. Nous avons choisi celles que fournit la neuro-anatomie quantitative : le problème posé trouve alors des éléments de réponse dans une suite d'études comparées des divers noyaux encéphaliques chez des espèces animales variées ; celles-ci peuvent appartenir à un groupe zoologique au sein duquel règne une certaine disparité à l'égard d'une fonction biologique (par exemple les Chiroptères et les divers régimes alimentaires que l'on rencontre dans cet Ordre : STEPHAN et PIRLOT, 1970), ou bien être choisies parmi les représentants de groupes différents qui présentent cependant une caractéristique biologique commune (par exemple, chez les Mammifères, et plus particulièrement les Insectivores, la recherche de la nourriture en milieu aquatique : BAUCHOT et STEPHAN, 1968).

Comme en témoignent les exemples cités plus haut, les recherches réalisées à ce propos n'intéressent pour l'instant que des représentants de la Classe des Mammifères. Les comparaisons se font (bien entendu) entre animaux adultes et dans ce groupe (mais aussi chez les Oiseaux qui ont aussi une croissance finie) la notion d'adulte est relativement aisée à définir. Chez les Vertébrés inférieurs (soumis au contraire à une croissance continue, en principe pendant toute la durée de leur vie), ce choix de l'adulte moyen représentatif de l'espèce nécessite l'analyse d'un échantillonnage de population et conduit à retenir sous le terme d'« adultes » un lot d'individus qui peuvent présenter entre eux des différences somatiques importantes. Il reste cependant possible de déterminer des caractéristiques moyennes et de ne retenir par la suite que les individus qui s'en approchent le plus. Dans le cas général, cependant, on ne dispose pas d'un tel échantillonnage, mais d'un ou de quelques individus dont on ignore la place dans un éventuel échantillonnage de l'espèce. Il importe alors, avant de s'attacher à mettre en évidence des différences de volume des structures encéphaliques d'une espèce à une autre, de connaître la variabilité qui existe au sein même de chaque espèce au niveau des structures considérées. Une telle estimation peut être réalisée à l'aide d'une espèce dont on possède un échantillonnage important ; les résultats seront ensuite extrapolés à toutes les autres espèces du même groupe zoologique (Ordre ou Classe). En 1971, deux d'entre nous (BAUCHOT et PLATEL, 1971) se sont efforcés d'évaluer la variabilité des volumes des structures encéphaliques des Lézards à partir d'un échantillonnage de 80 Scincidés appartenant à l'espèce *Scincus scincus* L. Nous nous proposons aujourd'hui de réaliser une étude comparable chez les Téléostéens à l'aide d'un lot important de Truites Arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson) qui a fait l'objet d'une étude statistique préalable (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973).

L'étude de la variabilité intraspécifique chez *Scincus scincus* L. (BAUCHOT et PLATEL, 1971) a permis par la même occasion de mesurer l'asymétrie des formations encéphaliques

chez ce Lézard et d'apprécier la fiabilité de notre méthode d'analyse. L'application de cette dernière à la Truite, selon les mêmes modalités, sera l'occasion de vérifier et le cas échéant de généraliser certains résultats précédemment acquis.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'étude de la variabilité intraspécifique des volumes encéphaliques est réalisée à l'aide d'un certain nombre d'individus extraits de l'échantillonnage de Truite Arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson) déjà analysé dans une précédente étude (BAUCHOT, PLATEL, RIDET et THIREAU, 1973). Rappelons-en brièvement les résultats qui servent d'éléments de référence pour le présent travail.

Les caractéristiques encéphalosomatiques pondérales des 82 Truites mises à notre disposition peuvent être illustrées par un graphique (en coordonnées logarithmiques) sur lequel chaque individu est figuré par un point dont les coordonnées sont les logarithmes du poids encéphalique et du poids somatique ($\log P_e$, $\log P_s$). La distribution étudiée est alors représentée par 82 points formant un nuage de forme elliptique. Diverses méthodes mathématiques (TEISSIER, 1948) permettent d'en calculer les principaux caractères : son orientation générale par la pente de la droite d'allométrie (allométrie de croissance) (coefficient de régression : 0,462 ; axe majeur réduit : 0,489 ; axe principal de l'ellipse de distribution : 0,472) ainsi que l'indice de dispersion des points de part et d'autre de la droite d'allométrie (coefficient de corrélation : 0,9454).

Nous ne retiendrons par la suite que les individus qui correspondent d'une part aux points représentatifs qui sont sur la droite d'allométrie ou dans son voisinage immédiat (lot n° 1) et ceux qui en sont le plus éloignés (lot n° 2). Les mesures réalisées sur les animaux du lot n° 1 serviront de référence pour celles que fournissent les individus du second lot. On pourra alors apprécier la variabilité maximale qui règne au niveau de chacune des structures encéphaliques retenues.

Lot n° 1	n° de protocole	indice i	différence avec l'unité
	16	0,9993	— 0,0007
	82	1,0020	+ 0,0020
	78	0,9965	— 0,0035
	49	1,0041	+ 0,0041
	5	0,9934	— 0,0066
	2	1,0078	+ 0,0078
	33	0,9866	— 0,0134

L'effectif de chaque lot est de 7 ; le choix de ces individus peut se faire directement par lecture du graphique ; nous avons préféré une méthode plus rigoureuse en opérant de la façon suivante : si on appelle $\log b_0$ l'ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie, chaque point représentatif du nuage peut être caractérisé par une valeur $\log b_j$ qui est l'ordonnée à l'origine de la droite parallèle à la droite d'allométrie qui passe par ce point. Le rapport $i = b_j/b_0$ est un indice de la distance du point considéré à la droite d'allométrie

(et sera supérieur ou inférieur à l'unité selon que le point est situé au-dessous ou en dessus de la droite d'allométrie).

Des 82 indices i ainsi calculés nous avons alors isolé les 7 plus proches de l'unité et les 7 plus éloignés.

Le choix de l'individu n° 16 ne saurait surprendre puisque ses coordonnées sont celles du centre de gravité de la distribution.

Lot n° 2	n° de protocole	indice i	différence avec l'unité
	44	1,2413	+ 0,2413
	4	1,1745	+ 0,1745
	6	1,1645	+ 0,1645
	7	0,8537	— 0,1463
	42	0,8642	— 0,1358
	11	0,8644	— 0,1356
	51	0,8652	— 0,1348

Le tableau I rassemble ces résultats en présentant les individus de chaque lot dans l'ordre des poids somatiques croissants. Le graphique de la figure 1 illustre la position de chacun des 14 points par rapport à la droite d'allométrie. Calculs et illustration ont été réalisés en faisant usage de l'axe principal de l'ellipse pour droite d'allométrie ; l'axe majeur réduit aurait donné des résultats peu différents.

La mesure du volume des formations encéphaliques se fait à l'aide d'une méthode dont la justification a déjà été donnée par BAUCHOT (1963 et 1966) ; les différentes étapes

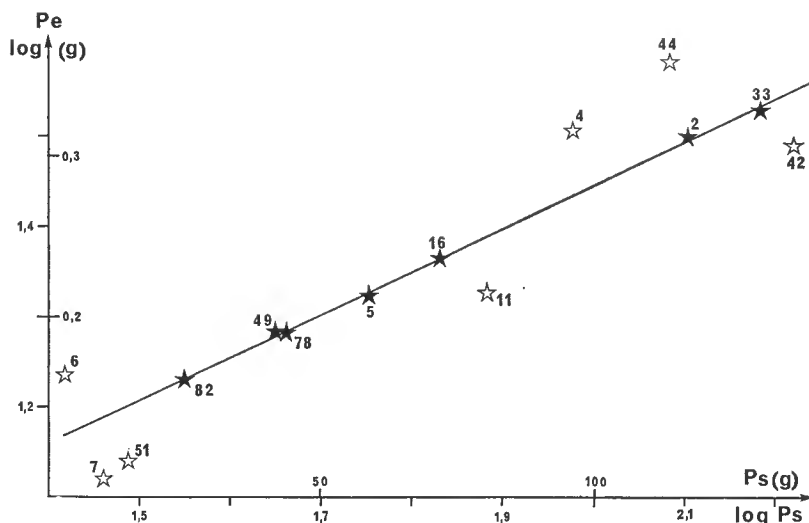


FIG. 1. — Les relations pondérales encéphalosomatiques des 14 spécimens étudiés (extraits de l'échantillonnage précédemment analysé — $n = 82$, BAUCHOT et coll., 1973). Représentation graphique en doubles coordonnées logarithmiques. Les 7 individus du lot n° 1 (82, 49, 78, 5, 16, 2, 33) sont situés au voisinage immédiat de la droite d'allométrie (ici l'axe principal de l'ellipse de distribution dont la pente est de 0,472) ; les 7 individus du lot n° 2 en sont les plus éloignés (6, 7, 51, 11, 4, 44, 42).

de sa mise en application ont été détaillées dans l'étude précédemment réalisée chez le Scinque (BAUCHOT et PLATEL, 1971). Rappelons brièvement que pour chaque animal, après avoir subi dans les mêmes conditions les opérations de fixation (au picroformol de Bouin), de déshydratation et d'imprégnation (paraffine), l'encéphale est coupé transversalement à $10\text{ }\mu\text{m}$ d'épaisseur ; les coupes, montées en série, sont ensuite colorées au violet de crésyl selon la technique de Nissl. Dans chaque série on retient alors 50 niveaux équidistants, de la région rostrale à l'extrémité postérieure du fragment de moelle épinière prélevé en même temps que l'encéphale ; la distance entre deux niveaux successifs varie selon les individus de 240 à $370\text{ }\mu\text{m}$ (valeurs extrêmes) ; la valeur la plus fréquente est de $280\text{ }\mu\text{m}$.

La mesure des volumes se fait à l'aide de photogrammes de ces niveaux sur lesquels on a au préalable reconnu et délimité les structures retenues.

L'un des individus (le n° 16) a fait l'objet d'une analyse complémentaire réalisée cette fois à l'aide d'une série représentée par 200 niveaux (distants de $70\text{ }\mu\text{m}$). La comparaison des résultats obtenus par ce dernier procédé à ceux que fournit le découpage en 50 niveaux (pour le même encéphale) permet d'estimer le degré de fiabilité de la méthode.

DÉLIMITATIONS ET UNITÉS ARCHITECTURALES RETENUES (Pl. I et II ; fig. 2)

Les unités structurales retenues dans cette étude sont assez générales ; nous nous réservons de détailler ultérieurement certaines d'entre elles.

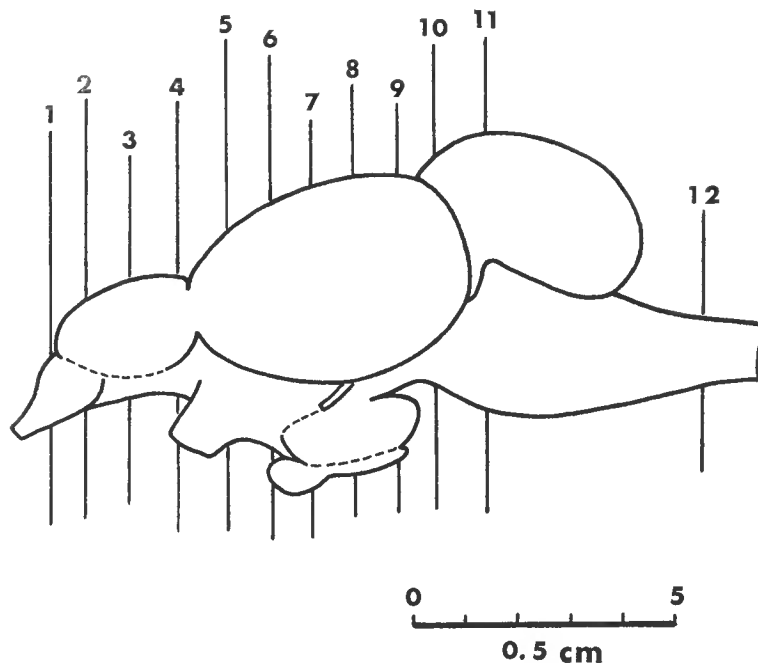


FIG. 2. — *Salmo gairdneri* Richardson, vue latérale (schéma). Les traits verticaux indiquent l'emplacement des niveaux transversaux photographiés ; les numéros renvoient aux planches I et II.

Bulbes olfactifs (pl. I, 1 et 2) : Comme chez la plupart des Téléostéens les bulbes olfactifs de la Truite sont sessiles et se raccordent ventralement aux hémisphères cérébraux (télencéphale s.s.) ; extérieurement la limite entre le bulbe et la pars dorsalis du télencéphale est marquée par la présence de la fissure endorhinale (pl. I, 2). Chez *Salmo gairdneri*, le *nucleus olfactorius anterior* (pl. I, 1) est entièrement inclus dans le bulbe ; on sait, en revanche, que certains Téléostéens (*Mastacembelus pancalus*, *Symbranchus marmoratus*) possèdent un noyau olfactif antérieur qui se prolonge vers l'arrière, ce qui rend plus complexe la délimitation du bulbe (NIEUWENHUYNS, 1963).

Hémisphères cérébraux (Télencéphale s.s.) (pl. I, 2, 3 et 4) : JOHNSTON en 1911 distingue dans le télencéphale des Actinoptérygiens deux régions principales : ventralement une *area olfactoria* et dorsalement un *primordium hippocampi*. KÄLLEN (1951a et b) donne à ces deux subdivisions les noms respectifs d'*area ventralis* et d'*area dorsalis*, termes qui seront par la suite adoptés par NIEUWENHUYNS en 1959 pour la première et en 1963 pour la seconde. Nous retiendrons également cette terminologie qui s'inspire de la topographie et qui a le mérite de ne pas sous-entendre de discutables homologues avec des structures mammaliennes. L'analyse de l'encéphale à l'aide de 50 niveaux transversaux montre qu'en moyenne 10 niveaux seulement intéressent les hémisphères cérébraux. C'est pourquoi il nous a semblé inutile de découper davantage ces deux régions principales en leurs éléments constitutifs.

Diencéphale (pl. I, 4, 5 et 6 ; pl. II, 7) : La délimitation entre télencéphale et diencéphale est problématique. En effet, certains auteurs comme JOHNSTON (1909, 1911), SHELTON (1912), HOLMGREN (1920) et BURR (1928) limitent le télencéphale au niveau du velum transverse et ventralement en arrière du chiasma optique ; les deux derniers auteurs cependant soulignent la difficulté de reconnaître une telle frontière car ils constatent que chez de très nombreux Téléostéens les noyaux préoptique et entopédunculaire se trouvent alors inclus dans le télencéphale. L'objet de ce travail n'étant pas d'entamer une discussion sur ce sujet, nous opterons comme la majorité des auteurs, dont GOLDSTEIN (1905), CORDIER (1954) et BERTIN (1958), pour la solution qui consiste à limiter le télencéphale dorsalement au point d'attache antérieur du velum transverse et ventralement à la partie antérieure du récessus préoptique (qui marque l'apparition du noyau préoptique, ou préthalamus de HERRICK, 1892). Cette prise de position est d'ailleurs renforcée par les premiers résultats d'une étude du développement postembryonnaire de l'encéphale de la truitelle actuellement en cours de réalisation dans notre laboratoire (CLAIRAMBAULT et CHANCONIE, *en préparation*). Notons enfin qu'en tout état de cause, la faible étendue de ce noyau préoptique n'apporte pas de grosses modifications aux volumes relatifs du télencéphale et du diencéphale selon qu'on le place dans l'une ou l'autre de ces formations.

Il ne nous a pas semblé utile de subdiviser le diencéphale en thalamus, hypothalamus et épithalamus ; il sera donc étudié de façon globale. Signalons toutefois que l'hypophyse et le sac vasculaire ont été isolés et placés sous la rubrique « X » (divers) avec d'autres structures non étudiées (nerfs, méninges, toiles choroïdiennes...). Les tractus optiques ont cependant été isolés et étudiés séparément, de leur croisement jusqu'à la pénétration des fibres optiques dans le toit mésencéphalique (pl. I, 5).

Mésencéphale (pl. I, 5 et 6 ; pl. II, 7, 8, 9 et 10) : La plupart des auteurs (BURR, 1928 ;

ARIËNS KAPPERS, HUBER et CROSBY, 1936 ; MILLER, 1940 ; BERTIN, 1958) admettent que dorsalement c'est en arrière de la commissure postérieure que disparaissent les structures diencephaliques, alors que ventralement les corps mamillaires (peu développés chez les Téléostéens) et le *nucleus tuberis posterior* de SHELDON (1912) marquent la fin du diencephale. Notons enfin que le lobe inférieur de l'hypothalamus s'étend caudalement sous le *tegmentum mesencephalicum* et sous le tronc cérébral. Au niveau du mésencéphale trois structures ont été retenues : le *tectum mesencephalicum*, le *tegmentum* et les *tores longitudinaux*.

Tronc cérébral (pl. II, 9, 10 et 11) : C'est dans la partie médiale, juste en arrière du noyau du nerf trochléaire, que se termine le *tegmentum* alors que latéralement la disparition du noyau de l'isthme marque la fin de cette structure et l'apparition du tronc cérébral. Lors du prélèvement des encéphales, nous avons considéré qu'il était plus aisé de sectionner la moelle au niveau de la première paire de nerfs rachidiens. En revanche, sur les coupes transversales il nous est facile de délimiter avec précision la fin du tronc cérébral et le début des premiers niveaux médullaires (fermeture du 4^e ventricule, BERTIN, 1958).

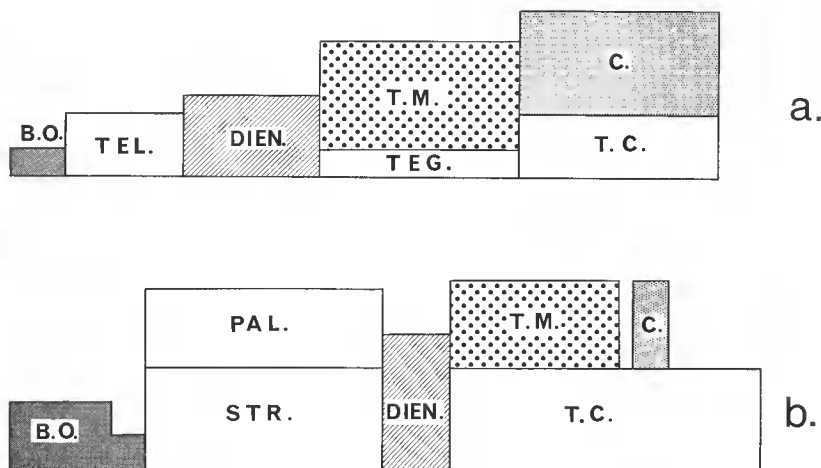


FIG. 3. — Schéma de l'organisation de l'encéphale : a, de *Salmo gairdneri* Richardson ; b, de *Scincus scincus* L. (Saurien, Scincidé).

Les surfaces des différentes subdivisions de l'encéphale sont proportionnelles à leur volume. Pour la Truite, ces valeurs sont indiquées sur le tableau VIII (colonne de droite).

B.O. : Bulbes olfactifs ; C. : Cervelet ; DIEN. : Diencephale ; PAL. : Pallium ; STR. : Striatum ; T.C. : Tronc cérébral ; TEG. : Tegmentum ; TEL. : Télencéphale ; T.M. : Tectum mesencephalicum.

Cervelet (pl. II, 7, 8, 9, 10 et 11) : Les Téléostéens sont caractérisés par la présence plus ou moins marquée d'une valvule cérébelleuse qui s'étend vers l'avant à l'intérieur du ventricule mésencéphalique. La délimitation entre valvule cérébelleuse et cervelet sensu stricto étant malaisée, nous avons considéré ces deux structures comme appartenant au cervelet au sens large. Le cervelet est une formation typiquement impaire chez les Vertébrés inférieurs, c'est pourquoi nous n'avons pas étudié séparément une partie droite et une partie gauche.

ANALYSE DES RÉSULTATS

Les résultats des mesures et des calculs sont présentés sous forme de tableaux (tabl. I à IX). Le tableau I rappelle les caractéristiques pondérales des deux échantillons retenus. Chacun d'eux renferme 7 individus, classés par poids somatique croissant. Pour chacune des structures encéphaliques définies ci-dessus, on étudiera successivement l'asymétrie, la valeur et la variabilité des volumes relatifs, la valeur et la variabilité des indices allométriques et enfin on envisagera l'incidence sur les résultats obtenus de la méthode employée (en étudiant le même encéphale sur 50 et sur 200 niveaux). La conclusion de cette étude sera la proposition d'un schéma global de l'encéphale de la Truite, qui sera comparé au schéma correspondant établi en 1971 sur un Reptile (*Scincus scincus* L.) par R. BAUCHOT et R. PLATEL.

1. L'asymétrie

L'asymétrie a été étudiée à partir des données brutes que fournissent les pesées des diverses structures encéphaliques droites et gauches. Le cervelet, qui constitue une structure impaire médiane, ne figure pas dans le tableau II, où sont consignés les résultats. Dans ce tableau sont donnés, pour chacun des 14 individus étudiés, les pourcentages de l'hémisphère droit par rapport à la moyenne des deux hémisphères, ainsi que la moyenne des écarts de ces divers pourcentages par rapport à la moyenne théorique. Le tableau IX permet, de plus, de comparer l'asymétrie de l'encéphale n° 16 étudié sur 50 ou sur 200 niveaux.

Sur les 14 encéphales étudiés, 5 montrent une moitié droite plus grande (nos 6, 51, 49, 44 et 2), mais il est clair, au vu des résultats, et en particulier parce que cette asymétrie est le plus souvent très faible, qu'elle ne recouvre que des fluctuations dues à la méthode de découpage ; seuls les encéphales n° 5 et n° 7 montrent une asymétrie assez nette pour qu'il soit difficile de l'attribuer à la seule méthodologie. La comparaison des deux modes de découpage de l'encéphale n° 16 conduit à une conclusion analogue, puisque l'augmentation des niveaux fournit une asymétrie plus faible (mais néanmoins présente). On peut donc conclure que l'asymétrie globale de l'encéphale est très faible chez la Truite, et qu'elle se traduit le plus souvent par une moitié gauche plus grande.

Les subdivisions de l'encéphale fournissent des moyennes d'écarts par rapport à la moyenne plus élevées, notamment en ce qui concerne la *pars ventralis* du télencéphale ou les tores longitudinaux. Les ventricules sont encore plus asymétriques mais il est difficile d'argumenter sur ces résultats car, leur volume relatif étant considérable, le prélèvement de l'encéphale peut en modifier la forme dans une mesure qu'il n'est pas possible d'apprécier. Quant aux tractus optiques, c'est la présence du chiasma qui fait attribuer une part plus importante des fibres optiques à l'une ou l'autre moitié de l'encéphale. Toutefois, on peut déduire des résultats que, dans 4 cas sur 14 (nos 11, 51, 78 et 82), le tractus optique droit recouvre le gauche, alors que c'est l'inverse dans les 10 autres cas.

On avait noté chez le Scinque quelques oppositions d'asymétrie entre diverses parties de l'encéphale ; on retrouve ces oppositions chez la Truite (entre les *pars dorsalis* et *ventralis* du télencéphale, entre tectum et tegmentum ou entre diencéphale et tronc cérébral), mais dans des proportions qui ne sont pas significatives.

L'étude du tableau IX permet de voir dans quelle mesure l'asymétrie est conservée quand on utilise un meilleur découpage. De fait, sur les 15 structures étudiées, 11 ont une asymétrie moins forte avec un plus grand nombre de niveaux, 3 une asymétrie légèrement plus forte (les bulbes olfactifs, les hémisphères cérébraux et la *pars dorsalis* du télencéphale), et une enfin une asymétrie inversée (le diencéphale). Si l'on fait confiance au découpage en 200 niveaux (qui, en tout état de fait, doit fournir des résultats plus près de la réalité que le découpage en 50 niveaux), on constate que l'asymétrie est moins nette, ce qui laisse supposer qu'un découpage encore plus fin, permettant par exemple d'étudier la *pars ventralis* du télencéphale sur un nombre raisonnable de niveaux, diminuerait encore les différences entre les deux moitiés encéphaliques. Le tableau IX nous permet de plus de constater que les oppositions d'asymétrie signalées ci-dessus (*pars ventralis*-*pars dorsalis* du télencéphale, tectum-tegmentum, et diencéphale-tronc cérébral) se retrouvent assez nettement dans l'étude portant sur 200 niveaux, ce qui permet de supposer que cette opposition est réelle.

2. Les volumes relatifs

Les volumes relatifs ont été calculés directement à partir des pesées, et représentent le pourcentage de chaque structure par rapport au volume de l'encéphale tel qu'il apparaît sur coupes, c'est-à-dire sans tenir compte ni de la portion de moelle épinière prélevée eudalement au tronc cérébral, ni de tout ce qui a pu être rapporté à des formations annexes (« X » : pie-mère, vaisseaux, portions de nerfs crâniens, etc...), ni enfin des formations ventriculaires jugées trop fluctuantes. Le tableau III donne d'ailleurs les pourcentages de ces trois ensembles (ventriculaires, « X » et moelle épinière : trois dernières lignes du tableau), en fonction de l'encéphale, ventricules compris. On peut y constater que les formations ventriculaires varient de 5,7 % (n° 16) à 11 % environ (n° 42), ce qui est considérable par rapport aux valeurs enregistrées chez le Scinque (environ 4 %). Le tableau III donne également la valeur moyenne de ces volumes relatifs, ainsi que l'erreur standard correspondante (c'est-à-dire la valeur de l'écart-type rapporté à la moyenne en %).

Une première série de résultats découle des valeurs ainsi trouvées. Il est remarquable que le télencéphale, chez la Truite, ne représente que 11 % du volume total (contre 48 % chez le Scinque), c'est-à-dire moins que le diencéphale (13,4 %). Le centre le plus important est sans contestation le mésencéphale, qui représente le tiers (33 %) du volume encéphalique, le tectum lui-même formant 25 % (contre 13 % chez le Scinque). Enfin, notons la grande importance du cervelet, avec 25 % de l'encéphale, contre 2,5 % chez le Scinque. Il serait sans doute extrêmement intéressant d'étudier de la même façon l'encéphale d'un poisson Sélaïen.

Une deuxième série de résultats concerne la variabilité des volumes relatifs ainsi calculés. Mesurée par l'erreur standard, cette variabilité varie de 5,7 % (tronc cérébral) à 24,2 % (bulbes olfactifs). Il est remarquable toutefois que la variabilité la plus forte concerne les structures présentes sur un nombre restreint de coupes transversales. C'est le cas du bulbe olfactif déjà signalé, mais aussi des diverses portions du télencéphale et des tractus optiques. Il n'en reste pas moins évident que la variabilité chez la Truite est supérieure aux valeurs trouvées chez le Scinque (qui variaient de 3 à 10 % environ).

Une troisième série de résultats peut être tirée de la comparaison du découpage en 50 ou 200 niveaux (tabl. IX). Les colonnes 6 à 8 de ce tableau fournissent les pourcentages des diverses formations étudiées, ainsi que la différence pour cent du découpage à 50 niveaux par rapport au découpage à 200 niveaux, supposé plus près de la réalité. On constate une différence très importante en ce qui concerne la *pars ventralis* du télencéphale (+ 28,6 %), ainsi que pour les ventricules (— 8,2 %), les tractus optiques (— 6 %) et le tegmentum (— 6 %), c'est-à-dire, ventricules mis à part, pour des formations représentées par un faible nombre de niveaux transversaux successifs (première colonne du tableau). Dans tous les autres cas, la variation ne dépasse jamais 4 %, ce qui semble excellent étant donné la méthode utilisée. Il ne servirait à rien d'ailleurs de chercher à minimiser encore ce pourcentage de fluctuation, puisque ce dernier se situe en dessous du pourcentage de variabilité individuelle. On peut néanmoins recommander, dans tous les cas où une structure encéphalique apparaît sur un nombre faible de niveaux, d'augmenter le nombre de ces derniers, car il ne fait aucun doute qu'un nombre minimum de niveaux est nécessaire pour apprécier avec une marge d'erreur faible le volume d'une structure donnée.

3. Les volumes absolus (volumes « frais »)

A partir des pesées des photogrammes, il est facile de calculer le volume sur coupe, en faisant intervenir le poids de l'unité de surface et la distance séparant deux niveaux successifs. La comparaison de ce volume au volume de l'encéphale « frais » (au moment de la fixation) permet de calculer, pour chaque encéphale, un facteur de correction K (de rétraction), en faisant intervenir le poids spécifique du tissu nerveux, tel que C. CHEN (1931) l'a déterminé chez le Poisson rouge (1,0414 g/cm³). Ces coefficients K sont donnés en bas du tableau IV ; ils varient de 1,71 (n° 51) à 2,46 (n° 33) (valeur moyenne : 2,034), et sont du même ordre de grandeur que ceux qui ont été déterminés chez le Scinque ou chez les Mammifères Insectivores ou Lémuriens (travaux de STEPHAN et BAUCHOT). Ces coefficients permettent de passer du volume sur coupes au « volume frais ».

Le volume frais est donné dans le tableau IV, en mm³, pour l'encéphale dans son ensemble ainsi que pour les diverses subdivisions que nous y avons faites. Il est bien entendu impossible d'utiliser ces volumes frais directement, puisque le volume de l'encéphale entier varie de 113,6 mm³ (animal n° 7 ; Ps = 28,8 g) à 310,4 mm³ (animal n° 44 ; Ps = 121,5 g). Le volume de l'encéphale et le poids somatique ne variant pas dans les mêmes proportions, il est indispensable de calculer le coefficient d'allométrie pour chacune des subdivisions envisagées. Les résultats de l'étude de ces corrélations figurent dans le tableau V qui fournit, pour chaque structure, le coefficient de corrélation, le coefficient de régression, l'axe majeur réduit et l'axe principal de l'ellipse de distribution, d'abord pour le lot des 7 individus situés le plus près de la droite d'allométrie Pe/Ps, puis pour l'ensemble des 14 individus étudiés.

Il est remarquable de constater que le coefficient d'allométrie de l'encéphale sur coupe diffère assez nettement du coefficient Pc/Ps (0,406 contre 0,468). On peut expliquer cette différence par le fait que les formations extraencéphaliques (méninges, vaisseaux, portion proximale des nerfs, etc...) prennent une importance sans cesse croissante chez les individus plus âgés, ce qu'on peut d'ailleurs constater sur le tableau III (les proportions passent de 8 à 16 % environ).

On remarque également que les coefficients d'allométrie varient fortement d'une structure à l'autre. Ainsi l'axe principal varie de 0,265 pour les tores longitudinaux à 0,788 pour les bulbes olfactifs. Cette diversité montre que la croissance des diverses régions encéphaliques se fait à une vitesse qui diffère d'un endroit à l'autre de l'encéphale, probablement parce que la maturation et l'évolution des divers centres ne se fait pas de façon synchrone.

Pour calculer les indices des diverses formations encéphaliques à poids somatique constant, nous avons néanmoins utilisé la même valeur du coefficient d'allométrie, celle de l'encéphale dans son ensemble ($\alpha = 0,406$) de façon que les indices ainsi calculés soient comparables d'une structure à l'autre. Ces indices $i = b/b_0$ sont le rapport de l'ordonnée à l'origine propre à chaque individu sur l'ordonnée à l'origine de la moyenne des 7 individus les plus proches de la droite de régression Pe/Ps (lot n° 1). C'est le tableau VII qui fournit ces indices pour chacun des 14 encéphales étudiés, et pour les diverses régions encéphaliques envisagées. On constate, sur ce tableau, que les 7 individus les plus à gauche ont en général des indices plus proches de l'unité que les 7 individus les plus à droite (lesquels forment le lot n° 2).

4. Étude de la variabilité intraspécifique des volumes encéphaliques

Nous avons calculé la variabilité des indices du tableau VII pour le lot n° 1, pour le lot n° 2 ainsi que pour l'ensemble des 14 encéphales. Les résultats en sont donnés dans le tableau VI. Dans chaque cas sont données la valeur moyenne (qui est de 1 par définition pour le lot n° 1) ainsi que l'erreur standard. On constate que la variabilité est minimale pour le lot n° 1, maximale pour le lot n° 2 et intermédiaire pour l'ensemble des 14 encéphales, ce qui justifie le choix des individus pour une étude quantitative de ce genre. La moyenne de cette variabilité est de 12 % pour le lot n° 1, c'est-à-dire bien moindre que pour le lot n° 2 (24 % environ) ou que pour l'ensemble des individus (18,6 %). De ce point de vue, *Salmo gairdneri* montre une variabilité encéphalique supérieure à celle du Scinque (18,6 contre 11,5 %). On peut également remarquer que, dans le lot n° 1, pour une variabilité moyenne de 12 environ, la variabilité de l'encéphale n'est que de 1,5. Cela montre une fois de plus, mais sans doute est-il bon de le rappeler, que la variabilité d'un ensemble est toujours inférieure à celle de ses parties constituantes. C'est là une justification, parmi d'autres, du choix du poids somatique comme grandeur de référence pour les études de l'encéphale.

Nous avons également comparé (tabl. IX) les indices tels qu'ils résultent du découpage en 50 ou en 200 niveaux. Les différences observées sont du même ordre de grandeur que celles qu'on peut calculer sur les volumes relatifs ; la raison de cette concordance tient au fait que l'encéphale étudié (n° 16) est situé très près du centre de gravité de l'ensemble des échantillons. Le passage du découpage en 200 niveaux au découpage en 50 niveaux majore d'environ 4 % la variabilité des structures étudiées.

5. Organisation quantitative de l'encéphale de la Truite

Cette organisation a été établie à partir des valeurs du tableau VIII. On y compare, à gauche, les pourcentages obtenus à partir de la moyenne des pourcentages tirés du tableau III (volumes relatifs) et, à droite, les pourcentages obtenus à partir de la moyenne

des indices du tableau VII. Il est bien évident que seules les valeurs de la colonne de droite doivent être retenues, puisqu'elles font intervenir l'allométrie propre à l'encéphale dans son ensemble, alors que les valeurs de la colonne de gauche supposent une croissance isométrique de l'encéphale par rapport au poids somatique. Néanmoins, les différences sont extrêmement faibles, de l'ordre de 4 % en moyenne, avec un maximum de 7 % pour les tores longitudinaux.

A partir de ces données a été établie la figure 3 qui schématise, en vue latérale, l'encéphale de la Truite ; les surfaces des diverses portions de cet encéphale sont proportionnelles aux volumes moyens des 14 individus étudiés, calculés à partir des indices allométriques. On a mis en parallèle le schéma correspondant tel qu'il avait été établi précédemment chez le Scinque. La comparaison met en relief la grande taille des formations tectales et cérébelleuses de la Truite, ainsi que la taille réduite de l'ensemble des formations télencéphaliques. Nous ne voulons pas commenter plus longuement les différences entre ces deux schémas, qui appartiennent à des animaux très éloignés systématiquement. Nous espérons être en mesure prochainement de dresser de la même façon le schéma caractéristique d'un Sélacien ainsi que d'un Amphibien, qui se prêteront sans doute à des comparaisons plus valables.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Nous avons longuement discuté, dans une étude analogue réalisée sur le Scinque (BAUCHOT et PLATEL, 1974), les divers résultats auxquels nous étions parvenus. Nous nous contenterons donc ici d'une discussion limitée à l'essentiel, renvoyant le lecteur à l'article sus-nommé pour une discussion plus approfondie.

1. Découpage

Le tableau IX résume tous les résultats qu'on peut tirer de la comparaison du découpage de l'encéphale n° 16 en 50 ou en 200 niveaux. On a porté successivement le nombre de niveaux sur lesquels les diverses structures sont représentées, puis, pour l'asymétrie, le volume relatif, le volume frais et les indices, les diverses valeurs des deux découpages, ainsi que la variation pour cent du découpage en 50 niveaux par rapport au découpage en 200 niveaux, supposé plus exact. En moyenne, les différences sont de l'ordre de 1,5 % pour l'asymétrie, de 5 % pour les volumes relatifs, de 3,7 % pour les volumes frais et de 4,4 % pour les indices. Mais les valeurs particulières aux diverses structures peuvent fournir des différences bien plus considérables. On remarque alors que, systématiquement, les structures qui donnent des différences importantes sont celles qui sont représentées dans le découpage en 50 niveaux par un nombre restreint de ces niveaux ; cela est vrai en particulier pour le bulbe olfactif (5 niveaux), pour la *pars ventralis* du télencéphale (5 niveaux) ainsi que pour les tractus optiques (7 niveaux). Si l'on prend au contraire le toit mésencéphalique, représenté respectivement par 16 et 65 niveaux, les différences en pour cent sont de 0,34 pour l'asymétrie, de 0,02 pour les volumes relatifs, de 0,3 pour les volumes frais et de 0,3 pour les indices. Il semble qu'une quinzaine de niveaux soient nécessaires pour pouvoir apprécier correctement le volume d'une structure encéphalique.

2. Volumes relatifs et volumes absolus

Il est tentant, parce que plus simple, d'utiliser les volumes relatifs dans une étude intraspécifique, et nombreux sont les neurologistes qui agissent ainsi. En fait, nous avons montré (tabl. VIII) que la différence entre cette méthode et celle qui consiste à étudier préalablement l'allométrie des structures encéphaliques conduit à des valeurs moyennes qui peuvent différer entre elles de 0,7 %. Cette différence est peu importante et pourrait sembler négligeable. Il n'en est rien si on envisage en même temps l'étude de la variabilité de ces valeurs moyennes. La comparaison des erreurs standard du tableau III et du tableau VI est à cet égard significative. L'erreur standard des volumes relatifs varie de 5,7 % (tronc cérébral) à 24,2 % (bulbe olfactif), avec une valeur moyenne de 13 % environ. L'erreur standard des indices (pour les 14 individus) varie de 11,4 % (mésencéphale) à 29,9 % (bulbe olfactif), avec une valeur moyenne de 18,6 % environ. On voit donc qu'en utilisant les volumes relatifs, on minimise de façon importante la variabilité propre à l'espèce étudiée. Or, il est tout à fait indispensable de connaître cette variabilité intraspécifique avant de se livrer à des comparaisons interspécifiques, de façon à pouvoir apprécier à sa juste valeur une différence quantitative qu'on aura pu mettre en évidence entre deux espèces.

TABLEAU I. — Caractéristiques pondérales des 14 individus.

N° de protocole	Poids somatique	Poids encéphalique	Indice b/b_0
LOT n° 1			
82	35,4 g	0,171 g	1,0020
49	45,0	0,192	1,0041
78	45,7	0,192	0,9965
5	56,8	0,212	0,9934
16	67,5	0,231	0,9993
2	126,9	0,314	1,0078
33	152,7	0,336	0,9866
LOT n° 2			
6	26,1	0,172	1,1645
7	28,8	0,132	0,8537
51	30,7	0,138	0,8652
11	76,2	0,212	0,8644
4	94,9	0,319	1,1745
44	121,5	0,379	1,2413
42	166,2	0,306	0,8642

TABLEAU II. — Asymétrie de l'encéphale. Valeur des structures

	6	7	51	82	49	78	5
Ps	26,1	28,8	30,7	35,4	45,0	45,7	56,8
Pe	0,172	0,132	0,138	0,171	0,192	0,192	0,212
Pe (— ME, X, Cerv.)	100,69	98,49	100,23	99,32	100,11	99,40	98,15
Télencéphale	101,90	102,12	99,43	98,81	100,65	98,59	97,04
Bulbe olfactif	101,57	99,21	101,87	100,64	104,44	99,84	89,77
Hémisphère cérébral	101,94	102,74	99,01	98,49	100,07	98,35	98,62
H. c. pars dorsalis	103,11	103,73	99,10	98,53	100,56	97,86	98,91
H. c. pars ventralis	92,91	93,50	98,03	98,01	94,47	102,52	95,83
Diencéphale	102,10	101,26	102,79	100,46	109,17	98,73	100,40
Mésencéphale	101,66	97,81	100,28	100,20	99,36	99,30	95,48
Tectum mesenc.	101,80	97,84	100,02	100,36	98,38	98,22	94,28
Tore longitud.	109,48	98,36	97,99	98,31	102,04	107,31	97,07
Tegmentum	99,72	97,60	101,89	99,85	102,20	102,01	99,34
Tronc cérébral	99,48	99,34	99,36	99,21	99,87	97,57	101,46
Ventricules	100,29	95,08	96,03	91,83	92,32	99,92	102,12
Tractus optique	80,30	84,37	107,89	115,05	89,66	121,41	97,34

le l'hémisphère droit en % de la valeur moyenne théorique.

16	11	4	44	2	33	42	
67,5	76,2	94,9	121,5	126,9	152,7	166,2	Moyenne des écarts par rapport à la moyenne théorique (100)
0,231	0,212	0,319	0,379	0,314	0,336	0,306	
98,72	99,84	99,95	100,25	100,67	99,31	99,22	0,68
101,85	99,40	102,13	99,99	100,15	101,51	98,04	1,36
103,98	99,65	105,13	103,49	101,35	102,81	97,33	2,82
101,37	99,35	101,52	99,22	99,88	101,23	98,24	1,27
102,13	99,60	101,96	99,73	99,96	101,36	98,15	1,50
94,87	96,80	95,04	92,20	98,98	99,87	99,04	3,78
101,19	99,45	98,87	101,88	101,73	100,70	93,36	2,23
99,04	98,63	98,43	98,85	102,56	95,75	100,73	1,63
98,36	98,67	98,73	98,78	102,98	95,27	101,26	1,99
101,31	101,01	99,98	95,26	102,83	100,00	98,93	2,72
100,86	98,06	96,80	99,46	100,82	96,84	98,93	1,51
100,56	99,01	97,58	99,65	95,86	100,57	98,57	1,22
91,30	104,62	109,17	104,97	101,52	104,10	103,42	4,55
72,90	110,17	95,66	94,73	97,27	91,79	96,06	11,03

TABLEAU III. — Volume

	6	7	51	82	49	78	5
Pe (g.)	0,172	0,132	0,138	0,171	0,192	0,192	0,212
<i>Volumes relatifs en pourcentage du poids d</i>							
Pe (— ME, X)	99,999	100,002	100,021	99,998	100,002	100,000	100,00
Télencéphale	9,79	9,71	9,69	9,43	9,49	11,53	10,11
Bulbes olfactifs	1,15	1,69	1,40	1,43	1,25	1,86	1,81
Hémisphères cérébraux	8,64	8,02	8,29	8,00	8,24	9,67	8,31
H. c. pars dorsalis	7,65	7,24	7,58	7,34	7,58	8,64	7,53
H. c. pars ventralis	0,99	0,77	0,70	0,66	0,66	1,03	0,77
Diencephale	12,95	12,06	14,34	13,53	13,16	14,60	12,73
Mésencéphale	34,37	36,98	35,70	33,81	33,78	33,70	35,37
Tectum mesencephal.	25,99	28,57	28,18	26,20	25,10	25,43	26,43
Tores longitudinaux	1,29	1,12	1,15	1,11	1,08	0,92	1,21
Tegmentum	7,09	7,30	6,36	6,51	7,59	7,35	7,73
Cervelet	27,05	24,76	21,57	27,05	26,56	22,33	24,09
Tronc cérébral	13,70	14,15	15,51	13,92	14,99	15,78	15,47
Tractus optiques	2,15	2,34	3,21	2,26	2,04	2,07	2,23
<i>Volumes relatifs en pourcentage du poids d</i>							
Ventricules	6,24	6,23	9,02	9,08	8,65	10,11	6,58
« X »	8,83	8,17	7,99	8,72	8,42	8,75	10,98
Moelle épinière	4,69	3,44	2,55	1,97	3,63	4,70	3,31

relatifs (en % de l'encéphale).

16	11	4	44	2	33	42	Moyenne	Erreur standard %
0,231	0,212	0,319	0,379	0,314	0,336	0,306		
<i>l'encéphale sur coupes (sans les ventricules)</i>								
99,999	100,000	99,998	99,997	99,999	100,001	99,997		
11,36	10,79	9,91	14,31	10,81	14,49	10,78	10,87	15,10
2,08	1,90	1,67	2,57	1,99	2,55	2,28	1,83	24,21
9,29	8,89	8,24	11,74	8,82	11,93	8,49	9,04	14,12
8,32	8,10	7,72	10,94	8,07	10,93	7,68	8,24	14,62
0,97	0,79	0,52	0,80	0,75	1,00	0,81	0,80	18,61
13,20	12,84	12,34	15,44	13,30	15,63	12,06	13,44	8,57
31,75	32,90	32,76	29,81	33,13	26,77	32,91	33,12	7,62
23,36	24,86	25,89	22,99	25,80	20,11	25,45	25,31	8,38
1,02	1,22	1,02	0,59	1,01	0,78	0,84	1,03	18,47
7,37	6,82	5,84	6,23	6,32	5,88	6,63	6,79	9,21
25,89	25,58	27,18	21,71	25,51	23,48	25,63	24,88	7,89
15,39	15,49	14,84	15,82	14,48	16,69	16,07	15,16	5,69
2,40	2,40	2,98	2,90	2,78	2,95	2,55	2,52	15,06
<i>l'encéphale sur coupes (ventricules compris)</i>								
5,71	7,84	8,89	8,88	8,42	8,28	11,03	8,21	18,80
12,86	10,72	12,61	13,64	13,33	16,04	10,10	10,80	23,37
5,53	2,32	2,32	3,61	5,01	6,79	4,78	3,91	35,87

TABLEAU IV. — Volumes rapportés à l'encéphale

	6	7	51	82	49
Pe (g.)	0,172	0,132	0,138	0,171	0,19
Pc (— ME, X)	145,48	113,57	119,88	148,32	164,53
Télencéphale	13,35	10,34	10,55	12,72	14,26
Bulbes olfactifs	1,57	1,80	1,53	1,93	1,88
Hémisphères cérébraux	11,79	8,54	9,02	10,78	12,38
H. c. pars dorsalis	10,43	7,71	8,27	9,89	11,3
H. c. pars ventralis	1,36	0,82	0,74	0,89	0,9
Diencephale	17,67	12,85	15,64	18,23	19,7
Mésencéphale	46,86	39,39	38,94	45,60	50,7
Tectum mesencephal.	35,43	30,43	30,74	35,33	37,7
Tores longitudinaux	1,76	1,19	1,25	1,49	1,6
Tegmentum	9,67	7,77	6,94	8,78	11,4
Cervclet	36,91	26,37	23,53	36,48	39,9
Tronc cérébral	18,68	15,07	16,91	18,77	22,5
Ventricules	9,07	7,08	10,81	13,48	14,2
Tractus optiques	2,93	2,49	3,50	3,05	3,0
Moelle épinière	6,83	3,90	3,06	2,92	5,9
« X »	12,84	9,28	9,58	12,94	13,8
FACTEUR DE CORRECTION	1,8462	1,8589	1,7068	1,7426	1,844

TABLEAU V. — Corrélation liant au poids somatique les volumes frais des diverses régions encéphaliques (r : coefficient de corrélation ; α : coefficient de régression ; AMR : pente de l'axe majeur réduit ; AP : pente de l'axe principal de l'ellipse de distribution).

	r	α	AMR	AP	r	α	AMR	AP
	Lot n° 1				Lots n° 1 + n° 2			
Poids encéphalique	0,9997	0,468	0,468	0,468	0,9372	0,496	0,529	0,510
Encéphale	0,9979	0,406	0,407	0,406	0,9340	0,461	0,493	0,473
Télencéphale	0,9713	0,615	0,633	0,625	0,9141	0,596	0,652	0,628
Hémisphères cérébraux	0,9670	0,587	0,606	0,597	0,8951	0,561	0,627	0,597
Bulbes olfactifs	0,9508	0,758	0,797	0,788	0,9521	0,771	0,809	0,801
Télenc. pars dorsalis	0,9729	0,590	0,606	0,598	0,8963	0,571	0,637	0,607
Télenc. pars ventralis	0,8765	0,558	0,636	0,600	0,8102	0,462	0,571	0,508
Diencephale	0,9851	0,468	0,475	0,471	0,8926	0,474	0,531	0,497
Mésencéphale	0,8988	0,293	0,326	0,298	0,9011	0,361	0,401	0,371
Tectum mesencephal.	0,8856	0,297	0,336	0,304	0,8937	0,363	0,406	0,374
Tores longitudinaux	0,7384	0,252	0,341	0,265	0,6723	0,230	0,343	0,245
Tegmentum	0,8668	0,285	0,329	0,293	0,8812	0,373	0,423	0,387
Cervelet	0,9277	0,378	0,408	0,386	0,8825	0,442	0,501	0,463
Tronc cérébral	0,9851	0,462	0,469	0,465	0,9504	0,507	0,533	0,519
Ventricules	0,6996	0,346	0,494	0,389	0,8668	0,578	0,667	0,629
Tractus optiques	0,9870	0,650	0,659	0,655	0,9052	0,564	0,623	0,595

TABLEAU VI. — Variabilité du volume des diverses régions encéphaliques
à poids somatique constant (variabilité des indices $i = b/b_0$).

STRUCTURES	Lot n° 1		Lot n° 2		Lots n° 1 + n° 2	
	moyenne	err. st. %	moyenne	err. st. %	moyenne	err. st. %
Encéphale	1,000	1,48	1,015	17,67	1,007	12,16
Télencéphale	1,000	14,90	0,996	30,84	0,998	23,25
Bulbes olfactifs	1,000	22,85	0,997	37,69	0,999	29,93
Hémisphères cérébraux	1,000	13,72	0,995	30,47	0,998	22,67
H. c. pars dorsalis	1,000	13,65	1,003	31,79	1,001	23,53
H. c. pars ventralis	1,000	18,59	0,931	26,84	0,966	22,22
Diencephale	1,000	5,84	0,976	23,95	0,988	16,61
Mésencéphale	1,000	9,32	1,036	13,51	1,018	11,37
Tectum mesencephal.	1,000	9,74	1,060	13,71	1,030	11,93
Tores longitudinaux	1,000	14,48	1,010	24,97	1,005	19,67
Tegmentum	1,000	10,97	0,951	15,15	0,976	12,88
Cervelet	1,000	8,25	1,005	20,73	1,003	15,19
Tronc cérébral	1,000	5,32	1,001	18,07	1,000	12,80
Ventricules	1,000	18,43	1,031	28,16	1,015	23,06
Tractus optiques	1,000	14,90	1,125	24,81	1,062	21,13
	moyenne = 12,16		moyenne = 23,89		moyenne = 18,56	
	err. st. % = 46,69		err. st. % = 30,51		err. st. % = 30,60	

TABLEAU VII. — Indices $i = b/b$

	82	49	78	5	16
Encéphale	1,002	1,009	0,991	0,992	1,001
Télencéphale	0,848	0,863	1,012	0,927	1,059
Bulbes olfactifs	0,767	0,677	0,974	0,985	1,149
Hémisphères cérébraux	0,865	0,901	1,021	0,914	1,041
H. c. pars dorsalis	0,872	0,913	1,004	0,913	1,026
H. c. pars ventralis	0,785	0,790	1,193	0,937	1,192
Diencephale	0,977	0,961	1,031	0,937	0,987
Mésencéphale	1,028	1,039	1,000	1,096	0,998
Tect. mesencephal.	1,054	1,022	0,999	1,083	0,973
Tores longitudinaux	1,077	1,064	0,877	1,196	1,024
Tegmentum	0,925	1,088	1,042	1,116	1,082
Cervelet	1,072	1,064	0,864	0,973	1,064
Tronc cérébral	0,905	0,987	1,004	1,024	1,037
Ventricules	1,120	1,074	1,233	0,805	0,704
Tractus optiques	0,938	0,857	0,836	0,944	1,031

les divers volumes encéphaliques.

2	33	6	7	51	11	4	44	42
,026	0,980	1,113	0,835	0,859	0,893	1,208	1,272	0,923
,003	1,287	1,007	0,752	0,746	0,881	1,076	1,636	0,874
,099	1,349	0,704	0,779	0,644	0,924	1,079	1,750	1,101
,984	1,274	1,071	0,744	0,766	0,873	1,075	1,612	0,826
,990	1,282	1,041	0,740	0,774	0,876	1,109	1,656	0,822
,922	1,181	1,354	0,790	0,697	0,849	0,748	1,209	0,871
,991	1,115	1,071	0,749	0,888	0,843	1,077	1,417	0,784
,037	0,802	1,195	0,965	0,929	0,909	1,203	1,151	0,900
,071	0,798	1,198	0,987	0,972	0,909	1,259	1,175	0,922
,010	0,752	1,434	0,935	0,958	1,079	1,198	0,734	0,732
,925	0,823	1,152	0,888	0,773	0,878	1,000	1,123	0,845
,043	0,920	1,228	0,843	0,734	0,921	1,302	1,093	0,915
,972	1,071	1,019	0,791	0,864	0,915	1,166	1,309	0,941
,062	1,001	0,855	0,641	0,954	0,800	1,323	1,389	1,254
,186	1,208	1,020	0,835	1,141	0,906	1,491	1,526	0,954

TABLEAU VIII. — Organisation générale de l'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson.
Les diverses parties sont exprimées en % du poids encéphalique (sans les ventricules).

	Sur les valeurs fraîches	A partir des $i = b/b_0$
Télencéphale	10,871	10,932
Bulbes olfactifs	1,832	1,839
Hémisphères cérébraux	9,040	9,093
H. c. pars dorsalis	8,238	8,293
H. c. pars ventralis	0,802	0,800
Diencéphale	13,442	13,475
Mésencéphale	33,124	32,984
Tectum mesencephalicum	25,312	25,190
Tores longitudinaux	1,026	1,019
Tegmentum	6,786	6,775
Cervelet	24,884	24,924
Tronc cérébral	15,163	15,160
Tractus optiques	2,518	2,524

TABLEAU IX. — Spécimen n° 16. Comparaison des valeurs obtenues à partir de 50 et de 200 niveaux.

	Nb de niveaux		Asymétrie			Pourcentage du Pe (sans les ventricules)			Volume frais			Indices i = b/b ₀		
	50	200	50	200	différence %	50	200	différence %	50	200	différence %	50	200	différence %
Pe (— ME, X)			98,72	99,02	— 0,31	100,00	100,01	—	192,38	192,19	+ 0,1	1,001	1,001	—
Télencéphale			101,85	100,67	+ 0,10	11,36	11,18	+ 1,65	20,61	20,22	+ 1,9	1,059	1,039	+ 1,92
Bulbes olfactifs	5	21	103,98	100,44	+ 3,53	2,08	2,16	— 3,89	3,76	3,90	— 3,7	1,149	1,195	— 3,85
Hémisphères cérébraux			101,37	100,73	+ 0,64	9,29	9,02	+ 2,97	16,85	16,32	+ 3,3	1,041	1,007	+ 3,38
H. c. pars dorsalis	9	39	102,13	101,11	+ 1,00	8,32	8,27	+ 0,64	15,10	14,95	+ 1,0	1,026	1,016	+ 0,98
H. c. pars ventralis	5	16	94,87	96,48	— 1,67	0,97	0,75	+ 28,59	1,75	1,36	+ 28,9	1,192	0,925	+ 28,86
Diencéphale	15	65	101,19	99,81	+ 1,39	13,20	12,82	+ 3,01	23,95	23,18	+ 3,3	0,987	0,956	+ 3,24
Mésencéphale			99,04	99,64	— 0,61	31,75	32,24	— 1,52	57,59	58,30	— 1,2	0,998	1,012	— 1,39
Tectum mesencephal.	16	65	98,36	98,70	— 0,34	23,36	23,37	— 0,02	42,38	42,26	+ 0,3	0,973	0,970	+ 0,31
Tores longitudinaux	10	43	101,31	102,14	— 0,81	1,02	1,01	+ 1,29	1,85	1,82	+ 1,5	1,024	1,007	+ 1,69
Tegmentum	10	47	100,86	102,14	— 1,26	7,37	7,87	— 6,33	13,36	14,22	— 6,0	1,082	1,151	— 6,00
Cervelet	22	92	—	—	—	25,89	25,78	+ 0,44	46,97	46,62	+ 0,7	1,064	1,057	+ 0,66
Tronc cérébral	15	59	100,56	101,70	— 1,12	15,39	15,48	— 0,60	27,92	28,00	— 0,3	1,037	1,039	— 0,19
Ventricules			91,30	92,64	— 1,45	5,71	6,22	— 8,17	10,99	11,25	— 2,3	0,704	0,720	— 3,23
Tractus optiques	7	23	72,90	79,28	— 8,05	2,40	2,55	— 5,95	4,36	4,62	— 5,7	1,031	1,095	— 5,85
Moelle épinière	9	39	95,13	95,31	— 0,19	5,53	6,04	— 8,40	10,64	10,92	— 2,5	—	—	—
« X »			—	—	—	9,77	10,40	— 6,12	18,79	18,81	— 0,1	—	—	—
			Moyenne = 1,5 %			Moyenne = 5 %			Moyenne = 3,7 %			Moyenne = 4,4 %		

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARIËNS KAPPERS, C. U., G. C. HUBER et E. C. CROSBY, 1936. — The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates, including man. 3^e ed., II, Hafner publ. comp., New York (1967).
- BAUCHOT, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative du diencephale des Insectivores. *Mammalia*, **27** (suppl. 1) : 1-400.
- BAUCHOT, R., 1966. — Le développement phylogénétique du thalamus chez les Insectivores. In : R. HASSLER and H. STEPHAN (ed.), Evolution of the forebrain, Thieme, Stuttgart : 346-366.
- BAUCHOT, R., et R. PLATEL, 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Étude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, **187** : 147-174.
- BAUCHOT, R., R. PLATEL, J.-M. RIDET et M. THIREAU, 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool.*, **54** : 53-64.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1968. — Étude des modifications encéphaliques observées chez les Insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. *Mammalia*, **32** : 228-275.
- BERTIN, L., 1958. — Système nerveux des Poissons. In : P.-P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, XIII, fasc. 1, Masson, Paris : 854-922.
- BURR, H. S., 1928. — The central nervous system of *Orthogoriscus mola*. *J. comp. Neurol.*, **45** : 33-128.
- CHEN, C., 1931. — The specific gravity of various body (parts, organs and tissues) of wild and domesticated goldfish (*Carassius auratus*). *Bio. Gen.*, **7** : 555-574.
- CORDIER, R., 1954. — Le système nerveux central et les nerfs cérébro-spinaux. In : P.-P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, XII, Masson, Paris : 202-332.
- GOLDSTEIN, K., 1905. — Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische (nebst einigen Beiträgen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben). *Arkiv. mikrosk. Anat.*, **66** : 135-219.
- HERRICK, C. L., 1892. — Notes upon the anatomy and histology of the prosencephalon of Teleosts. *Am. Nat.*, **26** : 112-120.
- HOLMGREN, N., 1920. — Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische. Hauptsächlich nach Untersuchungen an *Osmerus eperlanus*. *Acta Zool.*, **1** : 137-315.
- JOHNSTON, J. B., 1909. — The morphology of the forebrain vesicle in Vertebrates. *J. comp. Neurol.*, **19** : 457-539.
- JOHNSTON, J. B., 1911. — The telencephalon of Ganoids and Teleosts. *J. comp. Neurol.*, **21** : 489-591.
- KÄLLEN, B., 1951a. — Contributions to the ontogeny of the nuclei and the ventricular sulci in the Vertebrate forebrain. *Kungl. Fysiogr. Sällk. Handl.*, **62** ; 3 : 1-48.
- KÄLLEN, B., 1951b. — Embryological studies on the nuclei and their homologization in the Vertebrate forebrain. *Kungl. Fysiogr. Sällk. Handl.*, **62** ; 5 : 1-34.
- MILLER, R., 1940. — The diencephalic cell masses of the Teleost, *Corydora paliatus*. *J. comp. Neurol.*, **73** : 345-378.

- NIEUWENHUYNS, R., 1959. — The structure of the telencephalon of the Teleost *Gasterosteus aculeatus*, I et II. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, **62** : 341-362.
- 1963. — The comparative anatomy of the Actinopterygian forebrain. *J. Hirnforsch.*, **6** : 171-192.
- SHELDON, R. E., 1912. — The olfactory tracts and centers in Teleosts. *J. comp. Neurol.*, **22** : 177-335.
- STEPHAN, H., et P. PIRLOT, 1970. — Volumetric comparisons of brain structures in bats. *Z. zool. Systemat. Evol. Forsch.*, **8** : 200-236.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie ; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.

Manuscrit déposé le 24 mai 1973.

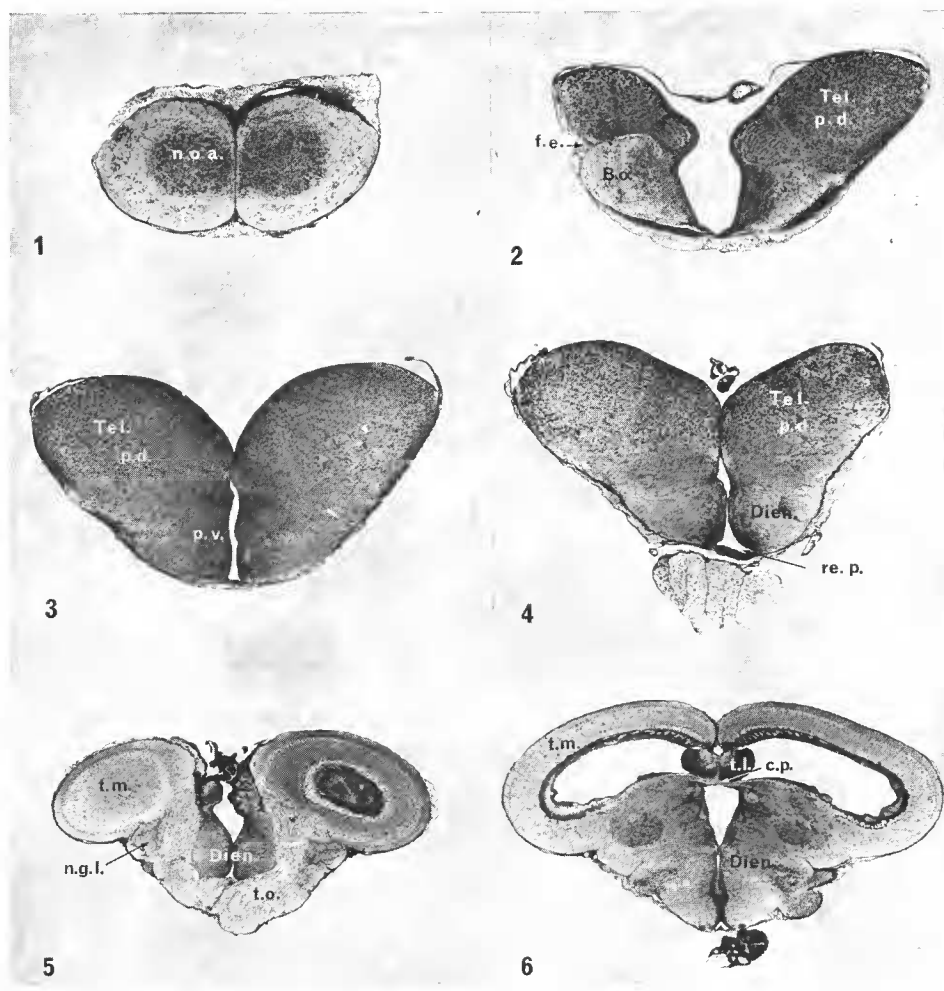


PLANCHE I

Photomicrographies de quelques niveaux transversaux représentatifs de l'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson. Violet de crésyl. L'emplacement des niveaux est précisé sur le schéma de la figure 2.

1 — 2 ($\times 18$); 3 — 4 ($\times 16$); 5 — 6 — 7 — 8 ($\times 10$); 9 — 10 — 11 ($\times 11$); 12 ($\times 30$).

B.o. : Bulbe olfactif; c.cer. : crête cérébelleuse; Cer. : Cervelet; c.p. : commissure postérieure; Dien. : Diencéphale; f.e. : fissure endorhinale; l.i. hyp. : lobe inférieur de l'hypothalamus; n.o.a. : noyau olfactif antérieur; n.g.l. : noyau géniculé latéral; re.p. : récessus préoptique; s.v. : sac vasculaire; teg. : tegmentum; Tél. p.d. : Télencéphale, pars dorsalis; Tél. p.v. : Télencéphale, pars ventralis; t.c. : tronc cérébral; l.l. : tores longitudinaux; t.m. : tectum mesencephalicum; t.o. : tractus optique; v.cer. : valvule cérébelleuse.

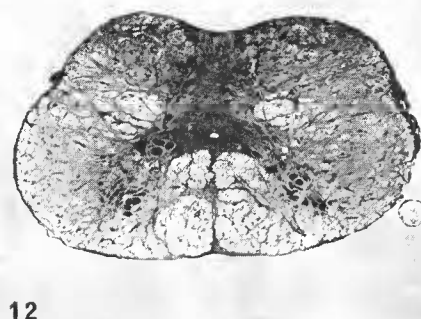
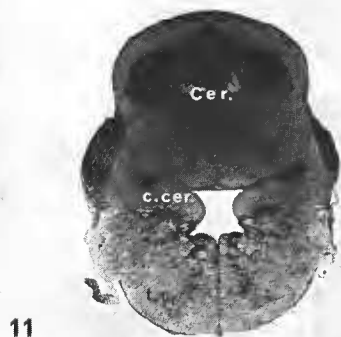
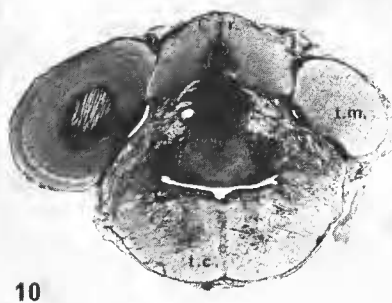
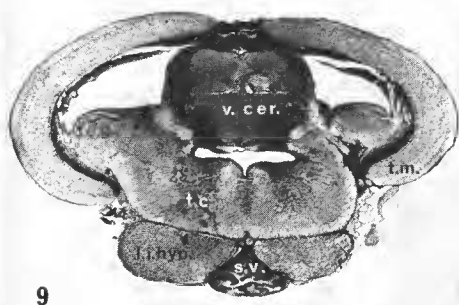
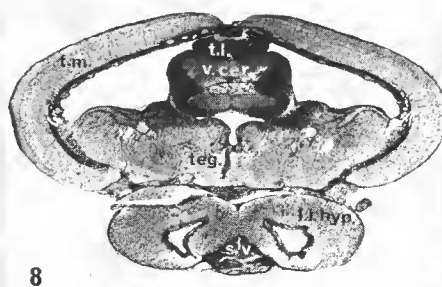
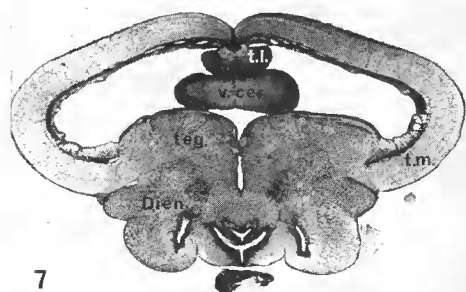


PLANCHE II

Voir légende de la planche I.